Versuche über den Heliotropismus von Holzgewächsen

von

Franz Kölbl.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

(Vorgelegt in der Sitzung am 1. Juli 1909.)

Erster Abschnitt.

Einleitung.

Unsere Kenntnisse des heliotropischen Verhaltens der Achsenorgane beruhen fast ausschließlich auf der experimentellen Untersuchung krautiger Pflanzen, während Holzgewächse kaum und auch dann zumeist nur nebenher als Versuchsobjekte herangezogen wurden. Abgesehen von gelegentlichen Beobachtungen liegen nur Versuche Wiesner's vor, welcher schon wiederholt den Zusammenhang zwischen Heliotropismus der Holzgewächse, Lichtgenuß und Pflanzenhabitus betonte.

Seine ersten Versuche, welche bereits in den »heliotropischen Erscheinungen«[1] niedergelegt wurden, bezogen sich auf etiolierte Triebe von *Salix alba,* wobei sich zeigte, daß für diesen Fall dasselbe Gesetz Geltung hat wie für krautige Gewächse, »daß nämlich mit der Abnahme der Lichtintensität bis zu einer bestimmten Grenze die heliotropische Krümmungsgeschwindigkeit und überhaupt die Energie des Heliotropismus zunahm und von hier an mit dem weiteren Sinken der Lichtstärke wieder abnahm«. Dem genannten Forscher gelang es auch für etiolierte Triebe von *Salix alba*[2] die obere Licht-

---

[1] J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschrift d. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., 1 Teil, Bd. XXXIX, 1878, p. 177.

[2] L. c., p. 40 (180).

intensitätsgrenze, das Optimum der Lichtstärke und die untere Lichtintensitätsgrenze beim Heliotropismus zu bestimmen. Er fand als obere Grenze über 400, als Optimum 6·25 Walratkerzen und als untere Grenze einen Wert, der bedeutend unter 1·560 Walratkerzen gelegen ist. Auch bei den Versuchen über die Verteilung der heliotropischen Kraft im Spektrum verwendete Wiesner etiolierte Sprosse von *Salix alba* und fand, daß sich dieselben nur in Violett, Indigo und Blau, nicht aber in Grün und auch nicht unter dem Einflusse der schwachbrechbaren, leuchtenden und ultraroten Strahlen krümmen.[1]

Wie Wiesner in seinem neuesten Werke »Der Lichtgenuß der Pflanzen«[2] betont, wenden krautige Gewächse ihren Stengel fast immer dem stärkeren Lichte zu, welche Erscheinung man auf jedem Fensterbrette sieht, auf welchem Blumen kultiviert werden. Aber auch Holzgewächse, wenn sie auch nicht die Erscheinung des Etiolements darbieten, wenden ihre Sprosse häufig dem stärkeren Vorderlichte, und zwar infolge von Heliotropismus, zu, wenn sie einem nur mäßigen Oberlichte und einem ungleichen Vorderlichte ausgesetzt sind. In Höfen, welche mit Bäumen oder Sträuchern bepflanzt sind, kann man diese Erscheinung häufig genug wahrnehmen. Verfolgt man die Eignung zum Heliotropismus bei den Holzgewächsen eingehender, so kommt man zu dem in biologischer Beziehung wichtigen Resultate, daß im allgemeinen die Zweige der Bäume viel weniger zum positiven Heliotropismus neigen, als die der Sträucher, was auf den Habitus dieser beiden Formen der Holzgewächse von großem Einfluß ist.

Der schiefe Lichtwuchs eines Baumes, d. h. sein Vorneigen gegen das stärkere Vorderlicht kann auch zum Teile auf Heliotropismus, zum Teile auf Phototrophie und einer durch sie bedingten Lastkrümmung beruhen.

Auch das Aufstreben von im Hinterlichte stehenden Ästen erklärt Wiesner[3] als eine Erscheinung des positiven Heliotropismus; tatsächlich ist es genanntem Forscher durch Kultur von Linden im Korridor des pflanzenphysiologischen

[1] L. c., p. 49 (189).

[2] Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, 1907, p. 286 f.

[3] Ebendaselbst, p. 104 ff.

Institutes gelungen, auf indirektem Wege den Nachweis zu führen, daß das Aufstreben der rückwärtigen Äste auf eine heliotropische Wirkung zurückzuführen ist.

Nach diesen kurzen historischen Bemerkungen komme ich zu meinen eigenen Versuchen. Vergleichen wir die Erscheinungen des Heliotropismus an Holzgewächsen mit denen an krautigen Pflanzen, wie sie im Freien zu beobachten sind, so kommt man zu dem Resultate, daß deutlich erkennbare heliotropische Krümmungen an Holzgewächsen in der Natur nicht in dem Maße vorkommen, wie dies bei krautigen Gewächsen so häufig der Fall ist. Die Aufklärung dieses differenten Verhaltens bildet den Gegenstand der vorliegenden experimentellen Untersuchung.

Es handelt sich zunächst um die Beantwortung folgender Fragen: Welchen Einfluß nimmt das Licht auf die heliotropische Krümmung der Keimlinge von Holzgewächsen im etiolierten und normalen Zustande? Wie äußert sich der Heliotropismus an Zweigen erwachsener Pflanzen? Von besonderem Interesse ist die Frage nach der heliotropischen Empfindlichkeit von Holzgewächsen im Vergleiche zu krautigen Pflanzen.

Ich möchte, um Mißverständnissen vorzubeugen, gleich an dieser Stelle betonen, daß es nicht in meiner Absicht lag, den heliotropischen Reizvorgang einer physiologischen Analyse zu unterwerfen. Meine Aufgabe war eine rein biologische. Von diesem Standpunkte aus kommt dem durch einseitige Beleuchtung tatsächlich erzielten Krümmungseffekt allein ein erhöhtes Interesse zu. Ich betrachte daher vom biologischen Gesichtspunkte aus vorwiegend die Krümmung als Maßstab der heliotropischen Empfindlichkeit. Den Induktionsbeginn (Wiesner), beziehungsweise die Präsentationszeit Czapek's zu ermitteln, lag nicht in meiner Absicht.

Zweiter Abschnitt.

Methodisches.

Um die Darstellung des Verlaufes der einzelnen Versuche möglichst zu vereinfachen, teile ich zunächst die nötigsten

Daten über die Vorbereitung und Ausführung der Versuche im allgemeinen mit. Die notwendigen Ergänzungen zu diesen Vorbemerkungen finden sich bei der betreffenden Versuchsanstellung selbst.

Vorbereitung des Materials: Die zur Aussaat verwendeten Samen erhielt ich zum Teile aus dem Wiener Botanischen Garten und aus der forstlichen Versuchsanstalt in Mariabrunn bei Wien, wofür ich an dieser Stelle den Leitern dieser Institute meinen wärmsten Dank ausspreche; zum Teile war es mir möglich, Samen auch noch selbst für meine Zwecke zu sammeln.

Nachdem ich die Samen entsprechend quellen ließ, wurden sie in größere Gartentöpfe, die mit gleichmäßig feuchter, gesiebter Gartenerde gefüllt waren, derart verteilt, daß sie sich beim Wachstum nicht hinderlich sein konnten. Sodann stellte ich die Töpfe an halbdunklen Stellen des Warmhauses auf; sie wurden aber sofort ganz dunkel gestellt, als ich merkte, daß die obere Erdschichte sich lockerte, um die Keimlinge hervorbrechen zu lassen. Im Dunkeln wurden die Keimlinge kultiviert, da es bekannt ist, daß etiolierte Keimlinge lichtempfindlicher sind als im Licht gezogene. Zur Verdunklung standen mir größere Blechzylinder zur Verfügung. Die minder tauglichen Keimlinge wurden sofort entfernt, um ein schön gerade gewachsenes Versuchsmaterial zu erzielen. Sobald die Keimlinge für den Versuch geeignet waren, wurden sie in kleinere Töpfe entsprechend orientiert versetzt. Die heliotropische Induktion erfolgte mit Rücksicht auf die vorhandenen Nutationen stets in Flankenstellung.

Jede einzelne Gruppe von Versuchs- und Kontrollkeimlingen umfaßte in der Regel 4 bis 6 Exemplare. Messungen der Keimlinge vor und nach dem Versuche bestätigten, daß ich es immer mit gesunden, sich weiter entwickelnden Objekten zu tun hatte. Um aber in zweifelhaften Fällen ganz sicher zu gehen, ließ ich die Keimlinge auch noch am Ende des Experimentes in irgendeiner Weise die bekannten positiv heliotropischen Krümmungen ausführen.

Da aber die Keimlinge durch das Versetzen in kleinere Töpfe oft auf kürzere oder längere Zeit hin ihr normales

Wachstum, wie ich mich des öftern überzeugte, einstellten, so geschah das Versetzen immer wenigstens einen Tag vor der Versuchsanstellung. Das Versetzen der Keimlinge in die entsprechenden Gartentöpfe, sowie die Messungen derselben vor dem Versuche erfolgten stets bei sehr schwachem diffusen Tageslicht, worauf sie sofort wieder dunkel gestellt wurden. Die für den Versuch bestimmten Keimlinge brachte ich vom Warmhaus nicht sofort in die Dunkelkammer, sondern vorerst in den Experimentierraum, wo sie gewöhnlich nachtsüber verblieben, und erst von hier aus in die Dunkelkammer, weil sie, besonders aber die zarteren unter ihnen, wie ich aus meinen Vorversuchen entnahm, infolge veränderter Feuchtigkeit, leicht leiden. Bei den Versuchen selbst wurde stets dafür Sorge getragen, daß die Erde in den Töpfen immer gleichmäßig feucht blieb.

Kultur der Keimlinge im Lichte: Meine Versuche erstreckten sich auch auf Keimlinge, die im Lichte gezogen wurden. Um ein Versuchsmaterial zu erhalten, das vollkommen gleichmäßiger Beleuchtung ausgesetzt war, stand mir ein Rotationsapparat zur Verfügung, der knapp an einem Südfenster und in gleicher Höhe desselben im Korridor des Institutes aufgestellt werden konnte. Die für die entsprechenden Versuche zu verwendenden Keimlinge rotierten auf horizontaler Scheibe und machten in einer Stunde eine Umdrehung. Der Rotationsapparat konnte durch einen Elektromotor in Bewegung gesetzt und in vollkommen gleichmäßiger Bewegung erhalten werden. Das Material blieb solange dem Tageslichte ausgesetzt, bis ich es für die entsprechenden Versuche geeignet hielt. Auch von diesem Material wurden nur die besonders geeigneten Objekte für die Versuche entsprechend orientiert in kleinere Gartentöpfe versetzt, wieder auf den Rotationsapparat gebracht und erst nach 1 bis 2 Tagen für den Versuch verwendet.

Zu den Versuchen in diffusem Lichte: Meine Versuche in diffusem Tageslichte wurden in der Zeit von Dezember bis Ende Mai im Experimentierraum und die Versuche mit abgeschnittenen Zweigen im Warmhaus des pflanzenphysiologischen Institutes vorgenommen. Das Licht erhält der

Experimentierraum von Osten. Die ganze Ostwand dieses Raumes von einer Höhe von ungefähr 1 *m* an bildet eine doppelte Glaswand und geht im Bogen ins Glasdach über. Oberlicht ist infolge des stets Dunkel gehaltenen Glasdaches ausgeschlossen. Infolge gegenüberliegender Räumlichkeiten des Universitätsgebäudes ist die Lichtintensität bereits etwas abgemindert. Meine Versuche wurden in einer Entfernung von ungefähr 4 *m* von der Ostwand in einer Höhe von 2 *m* aufgestellt. Die Versuche wurden so eingeleitet, daß das Licht, und zwar nur horizontal einfallendes Licht, stets von einer Seite kam. Ich verfügte über drei innen geschwärzte Holzkasten von etwa 50 *cm* Höhe und 50×40 *cm* Tiefe und Breite. Eine an der Frontseite gelegene Spalte konnte nach Bedarf des Versuches der Höhe und Breite nach derart verändert werden, daß die Versuchsobjekte nur durch die Spalte Licht empfangen konnten. Die Versuchsobjekte standen gewöhnlich 8 bis 10 *cm* hinter der Spalte. Auch für die Versuche im Warmhaus wurden ähnliche Dunkelkasten verwendet.

Die Lichtintensität im Experimentierraum und Warmhaus wurde nach dem bekannten Wiesner'schen Verfahren ermittelt.[1] Meine diesbezüglichen zahlreichen Messungen, die ich an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Stunden vornahm, ergaben, daß die Lichtintensität an der Stelle, an der ich meine Versuche im Experimentierraum anstellte, $^1/_{36}$, im Warmhaus $^1/_{90}$ des gesamten Tageslichtes betrug.[2] Auch im Warmhaus wurde das Versuchsmaterial ungefähr 4 *m* vom Ostfenster aufgestellt. Infolge der größeren Anzahl der Gewächse, die im Treibhaus aufgestellt sind, ist die Lichtintensität an der betreffenden Stelle auf $^1/_{90}$ des gesamten Tageslichtes reduziert.

Zu den Versuchen über die heliotropische Empfindlichkeit: Meine diesbezüglichen Versuche, welche in

---

[1] Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzen-physiologischem Gebiete. Diese Sitzungsberichte Bd. 102 (Juni 1893). Abt. I. Separatabdruck, p. 8 ff.

[2] Direkt wurde nur die sogenannte chemische Intensität gemessen. Angenähert konnte aus den Verhältnissen der Lichtintensitäten verschiedener Orte zu gleicher Zeit auch auf die Intensität überhaupt geschlossen werden.

einer der Dunkelkammern des Institutes angestellt wurden, schließen sich in bezug auf die Untersuchungsmethode an diejenige Wiesner's und Figdor's an.

Wie Figdor[1] benützte auch ich für meine Versuche einen mit Leuchtgas gespeisten Mikrobrenner. Er stand mit einem Gasregulator in Verbindung, so daß das Gas, welches dem Brenner zufloß, unter konstantem Drucke brannte und somit die Flamme eine konstante Leuchtkraft besaß. Die Lichtintensität bestimmte ich mit einer Normalkerze und dem Bunsen'schen Photometer. Sie betrug bei einer Entfernung von 100 *cm* von der Flamme 0·0255 Normalkerzen. Diese Flamme nenne ich im folgenden der Kürze wegen Normalflamme.[2]

Zum Aufstellen der Gartentöpfe in der Dunkelkammer stand mir ein Raum von 9 *m* Länge zur Verfügung. Demnach hatte ich, von je 50 zu 50 *cm* berechnet, folgende Intensitäten:

Bei einer Entfernung von der Flamme von	betrug die Intensität des Lichtes:	
50 *cm*	0·1019	Normalkerzen
100	0·0255	
150	0·0113	
200	0·0064	
250	0·0041	
300	0·0028	
350	0·0021	
400	0·0016	
450	0·0013	
500	0·0010	
550	0·0008	
600	0·0007	
650	0·0006	
700	0·0005	
750	$0·0004_5$	
800	0·0004	
850	$0·0003_5$	
900	$0·0003_1$	

[1] Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, Abt. I (Februar 1893), Separatabdruck, p. 3 f.

[2] Doch darf nicht übersehen werden, daß das Gaslicht sehr arm an chemischen Strahlen ist; und da aus dem Grade der Helligkeit nicht so ohne

Da sich mannigfache Differenzen der einzelnen Versuchsreihen ergaben, welche Erscheinung wohl in der Individualität der verwendeten Versuchspflanzen ihren Grund hat, so mußte ich auch bei der Angabe der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit immer den aus mehreren Versuchsreihen sich ergebenden Durchschnittswert nehmen.

Bei den einzelnen Spezies der untersuchten Pflanzen war die Dauer der Einwirkung des Lichtes zur Erzielung desselben Effektes infolge der Verschiedenartigkeit der Wachstumsverhältnisse notwendigerweise verschieden. Immer hatte ich die Keimlinge solange vor der Flamme stehen gelassen, bis ein deutlicher Zuwachs erkennbar war.

Bei der Aufstellung der Keimlinge wurde stets darauf gesehen, daß Flamme und Keimling gleich hoch standen. Der gegenseitigen Beschattung wurde durch Verschieben in der Kugelfläche vorgebeugt.

Zur Konstatierung des eingetretenen Effektes näherte ich mich mit den Keimlingen ebenso weit meiner Normalflamme, daß ich ohne Zweifel den eingetretenen Effekt festzuhalten in

---

weiteres auch auf die Intensität des sogenannten chemischen Lichtes geschlossen werden darf (siehe Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, Abt. I, Separatabdruck p. 22), so gewährt die Angabe der Lichtintensitäten in Normalkerzen kein besonders gutes Maß, um so weniger, als auch noch die Zusammensetzung des Gases verschiedener Herkunft an chemisch wirksamen Strahlen sehr verschieden sein kann. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß man bei Wiederholung meiner Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit zu abweichenden Resultaten gelangen kann, wenn man die unteren Grenzwerte in Normalkerzen ausdrückt. Zweckmäßiger wäre es deshalb gewesen, die Ergebnisse in Bunsen-Roscoe'schen Einheiten auszudrücken, wie dies Wiesner für *Vicia sativa*, welche bekanntlich außerordentlich lichtempfindlich ist, durchgeführt hat (siehe Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, Abt. I, Separatabdruck, p. 57 f.). Doch konnte ich an eine solche Art von Lichtintensitätsbestimmung nicht denken, da bei dem außerordentlich geringen Gehalt des Gaslichtes an chemisch wirksamen Strahlen das lichtempfindliche Papier wochenlang der Einwirkung des Gaslichtes hätte ausgesetzt werden müssen, meine Keimlinge aber indes für den Versuch ganz unbrauchbar geworden wären und oft Monate verstrichen, bevor ich wieder entsprechendes Versuchsmaterial zur Verfügung hatte.

der Lage war.[1] Bei der Zurückstellung der Versuchsobjekte an ihren früheren Platz wurde auf das genaueste darauf gesehen, daß die Keimlinge wieder dieselbe Stellung der Flamme gegenüber einnahmen wie vor der Kontrolle, was dadurch erreicht werden konnte, daß jedes Gartentöpfchen an der Frontseite deutlich markiert war. Damit aber jede Täuschung ausgeschlossen war, kontrollierte ich sofort nach Unterbrechung des Versuches den eingetretenen Effekt bei entsprechender Helligkeit noch ein zweites Mal, und zwar gleich in der Dunkelkammer noch bei der ursprünglichen Aufstellung.

Da es in den meisten Fällen notwendig war, den Versuch durch mehrere Tage fortzusetzen, so führe ich bei den einzelnen Versuchsreihen auch immer die Dauer der Einwirkung des Lichtes, ferner die äußersten Schwankungen der Temperatur und der relativen Feuchtigkeit sowohl bei den Versuchen in der Dunkelkammer als auch bei denen im Experimentierraum und Warmhaus an. Für diesen Zweck wurden zu den verschiedensten Tageszeiten die entsprechenden Beobachtungen notiert.

Dritter Abschnitt.

Experimentelle Untersuchungen.

I. Kapitel.

Heliotropismus in diffusem Lichte.

Wiesner spricht in seiner Abhandlung »Der Lichtwuchs der Holzgewächse« folgenden Satz aus: »Es gibt wohl keinen Laub- oder Nadelbaum, der nicht in einem gewissen Grade heliotropisch wäre. In Jugendzuständen, als Keimlinge, sind alle Holzgewächse sehr deutlich heliotropisch.« Die Aufgabe dieses Kapitels ist es zunächst zu zeigen, wie sich denn etiolierte Keimlinge von Bäumen und Sträuchern einseitiger Beleuchtung gegenüber verhalten. Vor allem aber handelt es

---

[1] Diese kurz andauernde, verhältnismäßig starke Beleuchtung war bei meinen Versuchspflanzen wegen ihrer ungewöhnlich großen Reaktionszeit ganz unbedenklich.

sich darum, die Art und Weise des Verlaufes der heliotropischen Effekte an den Keimstengeln von Holzgewächsen hervorzuheben.

Ein Organ, das genügend heliotropisch empfindlich ist, krümmt sich solange, bis es in die Richtung des einfallenden Lichtes gekommen ist oder wird bei geringerer Reaktionsfähigkeit doch diese Tendenz kundgeben.[1] Je nach der Pflanzenart ist der resultierende Krümmungswinkel verschieden groß. Hatte ich es bei meinen Versuchen im Experimentierraum auch nicht mit einem Lichte von konstanter Intensität zu tun, so sind meine Angaben über die endgültige Abweichung des Stengels von der Vertikalen doch nicht ganz bedeutungslos. Weicht nämlich die heliotropisch gekrümmte Pflanze nur um einen kleinen Winkel von der Lotlinie ab, so überwiegt der Geotropismus, und umgekehrt, ist die Pflanze natürlich stärker heliotropisch als geotropisch zu nennen, wenn sie nur wenig oder gar nicht aus der horizontalen Lichteinfallsrichtung herausragt.

Auf die Momente, die ich bei meinen Versuchen besonders hervorzuheben beabsichtige, verweist auch Pfeffer[2] mit besonderem Nachdruck: »Die Einflußnahme der beiden Richtungsimpulse (Heliotropismus und Geotropismus) aufeinander kann sich entweder nur auf den resultierenden Krümmungserfolg oder auf den zeitlichen Verlauf der Reaktion oder auf beide erstrecken.« Meine Aufgabe wird es daher auch sein, bei jedem einzelnen Versuch auch genau die Zeitdauer anzugeben, die erforderlich war, um den ersten heliotropischen Effekt konstatieren zu können. In den meisten Fällen wird es mir auch möglich sein, die Expositionsdauer anzuführen, nach deren Verlauf der Schlußeffekt der heliotropischen Krümmung erreicht wurde.

In diesem Kapitel werden nur Keimlinge im etiolierten Zustand, also in einem Stadium intensiven Längenwachstums behandelt.

---

[1] Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, p. 50.

[2] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II (1881), p. 338.

Meine diesbezüglichen Versuche wurden im Experimentierraum angestellt. Das Wichtigste über die Versuchsanstellung in diesem Raum wurde bereits im zweiten Abschnitt hervorgehoben. Für diese Untersuchungen stand mir ein bedeutendes Versuchsmaterial zu Gebote, welches Vertreter der verschiedensten Familien aufzuweisen hat, welcher Umstand gerade für meine Zwecke von ganz besonderer Bedeutung ist.

Die Kontrolle der einzelnen Versuchsreihen erfolgte von 10 zu 10 Minuten. Einer ausführlicheren Beschreibung will ich nur jene Versuchsreihen unterziehen, bei welchen der Verlauf der heliotropischen Krümmung oder sonst beachtenswerte Erscheinungen besonders markant hervortreten, während ich den Verlauf der heliotropischen Krümmungen bei den anderen Versuchsreihen in Form einer Tabelle zu charakterisieren versuche.

Picea excelsa (Poir.) Lk.

Versuchsanstellung: Möglichst gerade gezogene etiolierte Keimlinge von einer durchschnittlichen Höhe von 2·5 *cm* wurden im Experimentierraum in die oben beschriebenen Dunkelkasten eingeführt. Nach 2 bis 3 Stunden zeigten alle Keimlinge deutlich erkennbare, positiv heliotropische Krümmungen des Hypokotyls. Die Krümmung setzt ziemlich nahe unterhalb der Kotyledonen ein, um späterhin basalwärts vorzuschreiten.[1] Nach 8 Stunden ungefähr hatten alle Keimlinge ihre Endstellung erreicht und waren im Bogen gegen das horizontal einfallende Licht gekrümmt. Die Sekante des Krümmungsbogens bildete mit der Vertikalen einen Winkel von 20 bis 30°.[2]

---

[1] Alle von mir angestellten Untersuchungen mit hypokotylen Stengelgliedern bestätigten diesen von Oltmanns ausgesprochenen Satz. (Vgl. Oltmanns F., Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897, p. 8 und Rothert W., Über Heliotropismus; Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, p. 30 und 77.)

[2] Zur Messung der Neigung dienten Kartonquadranten mit 5° zu 5° aufgetragenen Radien. Erfolgte die Krümmung nur in einem Bogen, so wurde die Sekante des Krümmungsbogens zur Messung benützt.

Die Temperatur im Experimentierraum, die während des Versuches annähernd konstant blieb, betrug 18·6° C. Relative Feuchtigkeit ebendaselbst 53.

Cryptomeria japonica Don.

Versuchsanstellung: Durchschnittliche Höhe der Keimlinge 1·5 *cm*. Erst nach Verlauf von 4 Stunden war an einigen Versuchsobjekten der erste heliotropische Effekt zu bemerken. Andere zeigten erst nach 8 bis 9 Stunden, also kurz vor Einstellung [1] des Versuches kaum merklichen Heliotropismus. Im Dunkeln [2] trat an den Keimlingen, die vor Dunkelstellung eine kaum merkliche heliotropische Krümmung aufwiesen, deutliche Krümmung ein, die aber erst bei Wiederaufnahme des Versuches konstatiert werden konnte. Nach 4 bis 5 Tagen standen die Kotyledonen mit dem obersten Teile des Keimstengels in der Richtung des einfallenden Lichtes. Der Zuwachs an den Keimstengeln innerhalb dieser Zeit betrug 2·3 *mm*.

Temperatur 12 bis 20° C. Relative Feuchtigkeit 45 bis 56.

Quercus Cerris L.

Veruchsanstellung: Die etiolierten jungen Keimpflanzen von 10 bis 12 *cm* Höhe ließen erst 5 Stunden nach der Exposition eine merkliche heliotropische Krümmung des obersten Teiles erkennen. Zwei Keimpflanzen, die unmittelbar, nachdem sie aus der Samenschale hervorgebrochen, neben dem Hauptstämmchen noch je einen Seitentrieb, die im Dunkeln auch vollkommen aufrecht wuchsen, entwickelten, wurden ebenfalls einem Versuche unterzogen. Diese Seitentriebe zeigten dasselbe heliotropische Verhalten wie die Hauptstämmchen. An einem Seitensproß trat sogar $^1/_2$ Stunde früher der erste heliotropische

[1] Konnte der Versuch an demselben Tage nicht mehr zu Ende geführt werden, so war es möglich, das Versuchsmaterial gleich an dem Aufstellungsort durch Verschließen der Spalte des Dunkelkastens dunkel zu stellen.

[2] Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, I. Teil, p. 62 [202]. Wiesner konnte bei etiolierten Trieben von *Salix alba* und dem epikotylen Stengelglied von *Viscum album* keine Spur einer heliotropischen Nachwirkung nachweisen und kommt zu dem Resultat: »daß nur Organe, bei welchen der Heliotropismus sich rasch vollzieht, eine Nachwirkung des Lichtes erkennen lassen, nicht aber solche Organe, welche sich dem Lichte gegenüber träge verhalten oder nur schwachen Heliotropismus zeigen.«

Effekt ein als an dem Hauptstämmchen desselben Pflänzchens. 8 Tage nach Beginn der Versuchsanstellung bildete das vollkommen gerade gestrecke oberste Drittel des jungen Keimpflänzchens mit der Vertikalen einen Winkel von 60°.

Temperatur 18 bis 23° C. Relative Feuchtigkeit 40 bis 56.

Juglans regia [1] L.

Versuchsanstellung: Junge, im Dunkeln gezogene Keimpflanzen von 10 bis 12 *cm* Höhe zeigten nach 3 Stunden, einige bereits nach Ablauf einer Stunde erkennbaren Heliotropismus des obersten Teiles. Nach 4 bis 5 Tagen hatte der Oberteil des Stengels mit den jungen Laubblättern die Richtung des horizontal einfallenden Lichtes erreicht. Nach weiteren 4 bis 5 Tagen, nachdem sich der Oberteil wieder bis zu einem Winkel von 30 bis 35° mit der Vertikalen gehoben und gleichzeitig vollkommen gerade gestreckt hatte, wuchs er unter diesem Winkel gegen das einfallende Licht hin. Der Zuwachs innerhalb der Versuchsdauer betrug 5 bis 6 *cm*.

Wie Oltmanns [2] fand also auch ich, daß anfänglich die Krümmungen scharf sind, um später wieder schwächer zu werden. Nach einiger Zeit beginnt erneute Krümmung, der wieder eine Aufrichtung folgt und so kann sich das Spiel mehrfach wiederholen. Mit der Zeit werden die Bewegungen schwächer, schließlich werden sie nicht mehr bemerkt und der Sproß erweist sich nun in seinem gesamten oberen Teile gerade, nur weiter unten, unzweifelhaft an der Grenze der wachstumsfähigen Zone, findet man eine mehr oder weniger starke Krümmung, die den geraden Oberteil in eine gegen das Licht mehr oder weniger geneigte Lage bringt.

Auch bei dieser Versuchsreihe konnte an einigen Objekten heliotropische Nachwirkung beobachtet werden. Pflänzchen, die bei Einstellung des Versuches nur eine sehr schwache oder auch noch gar keine heliotropische Krümmung erkennen

---

[1] Die Versuche mit *Juglans nigra* ergaben ein ähnliches Resultat wie die mit *J. regia*.

[2] Oltmanns F., Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora (1897), p. 8 und Rothert W., Über Heliotropismus; Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7 (1894), p. 30.

ließen, wiesen bei Wiederaufnahme des Versuches am nächsten Morgen eine sehr deutliche heliotropische Krümmung im Sinne des einfallenden Lichtes auf.

Temperatur 14 bis 23° C. Relative Feuchtigkeit 31 bis 54.

Aesculus Hippocastanum L.

Die Versuchsobjekte dieser Reihe schienen mir in besonderer Weise geeignet, an denselben den Verlauf der heliotropischen Krümmung näher zu verfolgen, den ich im folgenden kurz zu charakterisieren versuche.

Versuchsanstellung: Im Dunkeln vollkommen gerade gezogene Pflänzchen von 10 bis 15 *cm* Höhe zeigten bereits nach Verlauf von 1 bis 2 Stunden deutlichen Heliotropismus. Die Krümmung begann nicht in dem jüngsten Teile, der Spitze, der jungen Keimpflanzen, sondern in einer etwas tiefer liegenden, schon stärker in die Länge wachsenden Zone. Die Krümmung selbst schritt von der Stelle, wo sie einsetzte, basalwärts bis zu einer bestimmten Region, wo sie ihr Maximum erreichte, vor, um sodann wieder kontinuierlich abzunehmen und schließlich an einer Stelle, die entweder gar nicht mehr in die Länge wuchs oder ein kaum konstatierbares Längenwachstum aufzuweisen hatte, vollkommen zu erlöschen. Die Krümmung rückt also allmählich solange nach abwärts, bis sie die Basis der wachsenden Region erreicht hat. Im großen ganzen läuft sonach die heliotropische Krümmung dem Wachstumsvermögen parallel. Doch fällt die Zone der stärksten Wachstumsfähigkeit mit der größten heliotropischen Empfindlichkeit nicht zusammen.[1] Die Spitze streckt sich während des Fortschreitens der Krümmung basalwärts inzwischen wieder nach und nach gerade. Die Geradestreckung des Oberteiles schreitet fort, eine Zone nach der andern ergreifend; die Krümmung wird auf eine immer kürzer werdende Basalregion beschränkt. Zuletzt finden wir nur mehr eine ganz kurze Basalregion der wachstumsfähigen Zone sehr scharf gekrümmt, während der ganze übrige Teil vollkommen gerade nach der Lichtquelle hin gestreckt ist.[2]

---

[1] Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (1881), p. 45.

[2] Vgl. Rothert, Über Heliotropismus; Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7 (1894), p. 30.

Nach 6 bis 8 Tagen hatten sich die Oberteile aller Versuchsobjekte geradlinig fast direkt in die Richtung des horizontal einfallenden Lichtes gestellt. Der Winkel, den die gerade gestreckten Oberteile mit der Vertikalen bildeten, betrug 70 bis 80°.

Auch an den Versuchsobjekten dieser Reihe konnte ich heliotropische Nachwirkung konstatieren. Versuchsobjekte, die nach zweistündiger Exposition noch keine Spur von Heliotropismus aufwiesen, wurden dunkelgestellt. Die Zeit jedoch, nach der bereits die heliotropische Nachwirkung sichtbar war, konnte auch hier nicht beobachtet werden. Während der Dunkelstellung nachtsüber war eine deutliche, positiv heliotropische Krümmung im Sinne der vorausgegangenen Beleuchtung eingetreten.

Temperatur 12 bis 22° C. Relative Feuchtigkeit 40 bis 52.

Acer Pseudoplatanus L.

Versuchsanstellung: Die durchschnittliche Höhe der Keimlinge betrug 4 *cm*. Die hypokotylen Stengelglieder erwiesen sich bereits nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden deutlich heliotropisch. An einigen Versuchsobjekten trat bereits 45 Minuten nach der Exposition merkliche Krümmung ein. 4 Tage nach der Exposition hatten die oberen Stengelglieder mit den Kotyledonen bereits die Richtung des einfallenden Lichtes erreicht. Nach Verlauf von abermals 4 Tagen erreichten so ziemlich alle Hypokotyle ihre schließliche Endstellung. Die Sekante des Krümmungsbogens schloß mit der Vertikalen einen Winkel von 30 bis 60° ein. In einigen Fällen betrug sogar die definitive Neigung des Oberteiles 70°.

Die Endstellung (definitive Neigung) kann, wie aus dieser Versuchsreihe besonders deutlich zu ersehen ist, bei gleichen äußeren Bedingungen, individuell erheblich variieren. Auch die Zeit, in welcher die maximale Neigung erreicht wird, hängt sowohl von den äußeren Bedingungen als auch von den individuellen Eigenschaften des Keimlings ab.[1]

---

[1] Vgl. Rothert, Über Heliotropismus; Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7 (1894), p. 30.

Tabelle I.

Die heliotropischen Krümmungseffekte an etiolierten Keimlingen von Holzgewächsen in diffusem Lichte.

	Höhe der Keimlinge in Zentimetern	Temperatur in Grad Celsius (während der Versuche)	Relative Feuchtigk. (während der Versuche)	Eintritt des ersten heliotropischen Effektes nach Stunden	Endstellung: erreicht nach:	Endstellung: Abweichung von der Vertikalen	Anmerkung:
1. Bäume:							
Picea excelsa (Poir.) Lk.	2·5	18·6	53	2—3	8 Stunden	20—30° *	
Pinus silvestris L.	2—2·5	16—18	54	2			
Pinus Cembra[1] L.	3—4·5	15—23	40—46	4—5	48 »[2]	20—25 *	
Larix europaea D. C.	2	21	54	1		70—80 *	
Pseudotsuga Douglasii Carr.	2·5	22	46	2—2 1/2	9 »		
Pinus Banksiana Lamb.	1·5—2	21	54	2—2 1/2			
Cryptomeria japonica Donn.	1·5	12—20	45—56	4[3]	4—5 Tagen	80—90	Heliotr. Nachwirkung. † Zuwachs von 2 bis 3 *mm*.
Pinus densiflora Sieb. et Zucc.	2·5—3	13—23	31—50	1—2	5 »	5—10	Zuwachs nach 5 Tagen 12 bis 20 *mm*.
Pinus strobus L.	1·5	13—22	40—54	3 1/2—4		35 *	Tägl. Zuwachs von zirka 1·5 *mm*.
Fagus silvatica[1] L.	4—5	23	46	1—1 1/2			
Quercus Cerris L.	10—12	18—23	40—56	5	8 »	60	

Juglans regia [4] L.	10—12	14—23	31—54	3	8 »	30—35	Heliotropische Nachwirkung.
Aesculus Hippocastanum L.	10—15	12—22	40—52	1—2	6—8 »	70—80	Heliotropische Nachwirkung.
Acer Pseudoplatanus [5] L.	4	13—22	44—58	$1-1^1/_2$	8 »	30—60 *	
Robinia Pseudoacacia L.	3	14—22	50—65	$^1/_2$	2—3 »	80—90	Zuwachs während des Versuches 10 bis 12 *mm.*
Fraxinus excelsior [1] L.	3—4	20	56	$3-3^1/_2$			
Ulmus campestris [1] L.	3—4	21	54	1			
2. Sträucher:							
Corylus Avellana [1] L.	6—10	18—23	44—60	$2^1/_2-3$	7 Stunden	80—90 [6]	
Clematis Vitalba L.	2—3	13—23	35—63	1 [7]	4 Tagen	60 *	Heliotropische Nachwirkung.
Berberis vulgaris L.	2·5—3	23	44	$1^1/_2-2$			
Hibiscus Syriacus L.	2	10—23	34—56	2—3	10 »	30—50	Zuwachs während des Versuches 10 *mm.*
Ptelea trifoliata [1] L.	1·5—2·5	12—24	34—53	3	15 »	35—45 *	
Spiraea opulifolia L.	2	12—22	42—60	$2-2^1/_2$	8—10 »	80—90	
Cytisus Laburnum L.	2·5—4	25	40	1—2	6—8 Stunden	80—90	Täglicher Zuwachs 5 bis 8 *mm.*
Cytisus biflorus Koch	2—3	25	40	1—2	6—8 »	70—75	
Indigofera tinctoria L.	2·5—3	18	63	2—3			
Ligustrum vulgare L.	2·5—3	12—22	36—62	$1^1/_2-2$	10—12 Tagen	30—50	Heliotropische Nachwirkung.
Jasminum Wallichianum Lindl.	2·5—3·5	13—24	34—54	$2-2^1/_2$	10 »	40—50	
Symphoricarpus racemosus [1] Michz.	5	18	63	$^1/_2-1$			

* Das Sternchen soll andeuten, daß in den betreffenden Fällen der Winkel angegeben ist, den die Sekante des Krümmungsbogens mit der Vertikalen bildet.

† Vgl. p. 1306 *Cryptomeria japonica*, p. 1307 *Juglans regia*, p. 1308 *Aesculus Hyppocastanum*.

Bemerkungen:

[1] Wegen Unzulänglichkeit des Versuchsmaterials konnte nur eine Versuchsreihe mit 4 bis 6 für den Versuch vollkommen geeigneten Keimlingen durchgeführt werden.

[2] Bei der Anzahl der Stunden, die mehr als zehn beträgt, sind immer auch die Nachtstunden eingerechnet.

[3] Siehe oben p. 1306.

[4] Die Versuche mit *Juglans niger* ergaben ein ähnliches Resultat wie die mit *J. regia.*

[5] Siehe oben p. 1309.

[6] Ein Pflänzchen entwickelte in ähnlicher Weise, wie ich dies bei *Quercus Cerris* hervorgehoben, gleich am Grunde des Hauptstämmchens einen Seitensproß, der sich im Dunkeln neben dem Hauptsprosse vollkommen aufrecht entwickelte. Während der erste heliotropische Effekt an Haupt- und Seitensproß fast zu gleicher Zeit eintrat, hatte sich der Seitensproß bereits nach 7 Stunden fast vollkommen horizontal in die Richtung des einfallenden Lichtes gestellt, nach welcher Zeit der Hauptsproß erst schwachen Heliotropismus aufwies.

[7] Einige Versuchsobjekte zeigten erst nach 3, andere sogar erst nach 5 Stunden merklichen Heliotropismus. Bei wieder anderen Versuchsobjekten kam erst im Dunkeln die heliotropische Krümmung als Nachwirkung der vorausgegangenen Induktion zum Vorschein. Die Ursache dieser Erscheinung ist wohl auch hier in der Individualität der Keimstengel zu suchen.

Resultat: Alle meine oben angeführten Versuchsanstellungen mit den verschiedensten Vertretern aus den einzelnen Pflanzenfamilien stehen im Einklang mit dem von Wiesner zuerst ausgesprochenen Satz, »daß es keinen Laub- oder Nadelbaum gibt, der nicht in einem gewissen Grade heliotropisch wäre. In Jugendzuständen, als Keimlinge, sind alle Holzgewächse sehr deutlich heliotropisch.«

Auch das Einsetzen und der weitere Verlauf der heliotropischen Effekte an den Holzgewächsen ist nicht anders, als dies von den verschiedensten Forschern zuerst an krautigen Gewächsen, später auch an Pilzen und thallösen Pflanzen genau studiert und beschrieben wurde.

Ferner geht aus den verschiedensten von mir angestellten Versuchen zur Genüge hervor, daß auch bei den Holzgewächsen im Keimungsstadium eine heliotropische Nachwirkung besteht, wie sie zuerst von Wiesner[1] eingehender studiert wurde.

[1] Die heliotropischen Erscheinungen, I. Teil, p. 61 ff. [201 ff.].

II. Kapitel.

Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit von Holzgewächsen.

Meine in diesem Kapitel mitgeteilten Versuche über die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit [1] beziehen sich durchwegs auf etiolierte Keimlinge von Holzgewächsen. Meine diesbezüglichen Versuche mit Keimlingen, die im Lichte gezogen wurden, werden in einem späteren Kapitel zu behandeln sein.

Auch in diesem Kapitel will ich wieder nur einige Versuchsreihen genauer ausführen, um kurz die Art und Weise dieser Versuchsanstellungen zu charakterisieren. Die Versuchsreihe mit *Pinus densiflora* habe ich einer genaueren Besprechung unterzogen, um eine Erscheinung hervorzuheben, die ich auch an Versuchsobjekten anderer Reihen beobachtete, die aber nirgends so deutlich hervortrat wie eben an den Versuchsobjekten der genannten Reihe. Die Versuchsanstellungen bei den anderen Reihen gedenke ich auch in diesem Kapitel wieder in Form einer Tabelle zu beschreiben.

Picea excelsa.

Versuchsanstellung: Vollkommen etiolierte, möglichst gerade gezogene Keimlinge von 2·5 bis 3 *cm* Höhe, die noch bei einer Entfernung von 4 *m* von der Lichtquelle nach 48 Stunden sehr schwache heliotropische Krümmungen des Hypokotyls erkennen ließen, zeigten bei einer Entfernung von 4·5 *m* selbst 5 Tage nach der Exposition, trotzdem die Keimlinge im Wachstum begriffen waren, keine Spur einer heliotropischen Neigung. Nur die Kotyledonen, die noch an ihren Spitzen die Samenschalen trugen, waren sehr schwach dem Lichte zugeneigt. Temperatur während des Versuches 13 bis 18·8° C. Relative Feuchtigkeit 80 bis 90.

Resultat: Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit liegt zwischen den Intensitäten 0·0016 und 0·0013 Normalkerzen.

---

[1] Bezüglich der Anwendung des Begriffes, »Empfindlichkeit«, welcher hier nur im biologischen Sinne genommen werden soll, vgl. das auf p. 1297 Gesagte.

Pinus densiflora.

Versuchsanstellung: Die Keimlinge von 1·5 bis 2 *cm* Höhe zeigten nach 24 Stunden bei 3·5 *m* Entfernung von der Normalflamme noch schwachen Heliotropismus. Bei einer Entfernung von 4 *m* war in den seltensten Fällen noch Heliotropismus zu konstatieren.

Bei dieser Versuchsreihe trat mir eine merkwürdige Erscheinung entgegen, die ich auch an anderen Versuchsobjekten, besonders häufig aber an Coniferen in der Nähe der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit beobachtete, in keinem Falle aber so genau wie eben hier verfolgen konnte. 24 bis 48 Stunden nach der Exposition beobachtete ich nämlich hie und da bei einer Entfernung von 4 *m* von meiner Normalflamme noch schwache heliotropische Krümmung unterhalb der Kotyledonen. 2 bis 3 Tage nach dieser Beobachtung hatten sich aber die Keimlinge wieder vollkommen aufgerichtet und wuchsen von nun an, ohne auch nur eine Spur von Heliotropismus erkennen zu lassen, vollkommen aufrecht weiter. Nach Wiesner[1] läßt sich diese Erscheinung folgendermaßen erklären. Steht ein Sproß vollkommen vertikal, so übt die Schwere auf sein Wachstum keinen einseitigen Einfluß aus; wird er nun in dieser Lage einseitig beleuchtet, so wird in ihm Heliotropismus induziert. Ist nun diese Lichtintensität hinreichend zur Hervorbringung eines heliotropischen Effektes, so wird sich auch die heliotropische Krümmung einstellen. Da in diesem Falle aber auch eine geotropische Induktion besteht, so wird sich ein vertikal wachsender Sproß wieder aufzurichten suchen, was nun sehr leicht möglich ist, da die Lichtintensität an dieser Stelle sehr gering ist, während der Geotropismus die Oberhand hat.

Temperatur 15 bis 18° C. Relative Feuchtigkeit 80 bis 90.

Resultat: Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit liegt bei einer Intensität = 0·0016 Normalkerzen.

[1] Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (1881), p. 95 f.

Aesculus Hippocastanum.

Versuchsanstellung: Keimlinge von 6 bis 8 *cm* Höhe wiesen 48 Stunden nach der Exposition bei einer Entfernung von 2·5 *m* von der Lichtquelle merklichen Heliotropismus auf. 4 Tage nach der Exposition war die Krümmung eine sehr deutliche zu nennen.

Temperatur 14 bis 21° C. Relative Feuchtigkeit 68 bis 90.

Resultat: Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit konnte wegen Unzulänglichkeit des Versuchsmaterials nicht erreicht werden, liegt jedenfalls bei einer Intensität, die bedeutend kleiner ist als 0·0041 Normalkerzen.

Tabelle II.

Über die heliotropische Empfindlichkeit von Holzgewächsen.

A.

Die untere Grenze der heliotr. Empfindlichkeit wurde erreicht bei	Höhe der Keimstengel	Temperatur (während der Versuchsanstellung)	Relative Feuchtigkeit (während der Versuchsanstellung)	Noch »schwache« heliotr. Krümmung: bei einer Entfernung von der Lichtquelle von	Noch »schwache« heliotr. Krümmung: nach	»Keine« heliotr. Krümmung mehr bei einer Entfernung von[1]	Resultate: Die untere Grenze der heliotr. Empfindlichkeit liegt zwischen den Intensitäten
Quercus Cerris	6—7 *cm*	15—21° C.	75—90	2 *m*	2—3 Tagen	3 *m*	0·0064 und 0·0028 Normalkerzen
Hibiscus Syriacus	2—2·5	15—21	72—90	2·5	1—2 »	3	0·0041 » 0·0028 Normalkerzen
Pinus densiflora[2]	1·5—2	15—18	80—90	3·5	1 Tag	4	bei einer Intensität = 0·0016 Normalkerzen

Die untere Grenze der heliotr. Empfindlichkeit wurde erreicht bei	Höhe der Keimstengel	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Noch »schwache« heliotr. Krümmung		»Keine« heliotr. Krümmung mehr bei einer Entferung von 1	Resultate: Die untere Grenze der heliotr. Empfindlichkeit liegt zwischen den Intensitäten
		während der Versuchsanstellung		bei einer Entfernung von der Lichtquelle von	nach		
Picea excelsa	2·5—3 *cm*	13—18·8° C.	80—90	4 *m*	2 Tagen	4·5 *m*	0·0016 und 0·0012 Normalkerzen
Pinus silvestris	2	15—23	65—88	5	1—2 »	6	0·0010 » 0·0007
Pinus strobus	2·5—3	15—18	80—93	5	1—1 1/2 »	6	0·0010 » 0·0007
Pseudotsuga Douglasii	3—4	14—19	63—79	5	1—1 1/2 »	6	0·0010 » 0·0007
Juglans regia	4·5—6	12—21	68—82	5	1—2 »	6	0·0010 » 0·0007 (both *Juglans*)
Juglans nigra [3]	5—7	—	—	5	1—2 »	6	
Indigofera tinctoria	1·5—2	16—22	63—88	5·5	1—2 »	6	0·0008 » 0·0007
Pinus Banksiana [4]	1·5—2	14—18·8	80—90	5·5	1—2 »	6	bei einer Intensität = 0·0007
Larix europaea	2·5—3	14—17	75—90	6	2 »	7	0·0007 und 0·0005
Ligustrum vulgare	2	13—18	80—90	6	2—3 »	7	0·0007 » 0·0005
Cytisus biflorus	2—2·5	14—17·5	75—93	6	1 Tag	7	0·0007 » 0·0005

B. 5

Die untere Grenze der heliotr. Empfindlichkeit konnte nicht erreicht werden bei	Höhe der Keimstengel	Tempertatur	Relative Feuchtigkeit	Heliotropische Krümmung			Resultate:
		während der Versuchsanstellung		noch »sehr deutlich« bei einer Entfernung von	nach	noch »deutlich« bei einer Entfernung von	Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit konnte nicht erreicht werden, liegt aber bei einer Intensität
Aesculus Hippocastanum	6—8 *cm*	14—21° C.	68—90	2·5 *m*	2 Tagen	—	die »bedeutend geringer« ist als die Intensität = 0·0041 Normalkerz.
Cryptomeria japonica ...	2	14—18	63—78	—	1 Tag	5 *m*	die »kleiner« ist als die Intensität = 0·0010 Normalkerz.
Acer Pseudoplatanus	2·5—3	14—17	75—87	6	1 »	—	die »bedeutend geringer« ist als die Intensität = 0·0007 Normalkerz.
Rosa canina	3	14—17·5	75—93	6	15—20 Stunden	—	die »bedeutend geringer« ist als die Intensität = 0·0007 Normalkerz.
Robinia Pseudoacacia ...	2—2·5	16—19	63—78	7	1 Tag	—	die »bedeutend geringer« ist als die Intensität = 0·0005 Normalkerz.
Jasminum Wallichianum	1·5—2	14—18	75—93	—	1—2 Tagen	9	die »kleiner« ist als die Intensität = 0·00031 Normalkerz.

Bemerkungen:

[1] Die Keimlinge wurden 4 bis 10 Tage, oft sogar auch noch länger der Einwirkung meiner Normalflamme ausgesetzt.

[2] Bei einer Entfernung von 4 *m* von der Lichtquelle war nur selten bleibende heliotropische Krümmung zu konstatieren. Vgl. oben p. 1314.

[3] Vgl. oben p. 1307, Anmerkung 1.

[4] Bei einer Entfernung von 6 *m* von der Lichtquelle war noch hie und da schwacher Heliotropismus zu bemerken.

[5] Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit konnte in den hier angeführten Fällen zumeist wegen Unzulänglichkeit des Versuchsmaterials nicht erreicht werden.

Resultat: Wie aus Tabelle II (*A* und *B*) zu ersehen ist, ist auch das Vermögen der Holzgewächse, auf den Einfluß des Lichtes zu reagieren, sehr verschieden. Vergleicht man meine Resultate über die heliotropische Empfindlichkeit der Holzgewächse mit denen Figdors über die von krautigen Gewächsen, so kommt man zu dem Schlusse, daß auch die Holzgewächse in derselben Weise wie die krautigen Gewächse im Keimungsstadium als heliotropisch sehr empfindlich zu bezeichnen sind. Im Keimungsstadium ist somit im allgemeinen kein Unterschied in der heliotropischen Empfindlichkeit zwischen krautigen Gewächsen und Holzgewächsen; hingegen besitzen diese vielfach eine verhältnismäßig lange Reaktionszeit. Diese Erscheinung hat wohl ihren Grund darin, daß die jungen Pflänzchen infolge der natürlichen Aussaat in ihren ersten Entwicklungsstadien oft gezwungen werden, die für ihre Entwicklung günstigen Lichtverhältnisse aufzusuchen, um sich normal weiter entwicken zu können.

Wie Wiesner durch seine Intensitätsbestimmungen gezeigt hat,[1] beträgt die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit der Keimstengel für *Vicia sativa* (die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit liegt zwischen den Lichtintensitäten 0·0025574 und 0·0013048 Normalkerzen [2])

---

[1] Wiesner, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, Abt. I (Juni 1893), Separatabdruck, p. 57 f.

[2] Figdor, Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. 102, Abt. I (Februar 1893).

0·000000116 der Bunsen-Roscoe'schen Einheit. Derselbe Intensitätswert in der Bunsen-Roscoe'schen Einheit entspricht annähernd, wie aus Tabelle II hervorgeht, der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit für *Pinus densiflora* (die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit liegt bei einer Intensität = 0·0016 Normalkerzen).

Durch diesen Wert kann die außerordentliche Empfindlichkeit der Keimstengel der Holzgewächse dem Lichte gegenüber besonders anschaulich gemacht werden.

Wie Figdor durch seine genannten Untersuchungen an krautigen Gewächsen gezeigt hat, finden sich schon im Keimungsstadium nicht unbedeutende Differenzen bezüglich der heliotropischen Empfindlichkeit bei Sonnen- und Schattenpflanzen; der Genannte gelangt zu dem Resultate, daß Sonnenpflanzen schon als Keimlinge auf das einwirkende Licht schwächer reagieren als Keimlinge typischer Schattenpflanzen.

Wie nun aus meinen Untersuchungen über die heliotropische Empfindlichkeit (Tabelle II) und aus den Beobachtungen über den Heliotropismus von Holzgewächsen in diffusem Lichte (Tabelle I) zu entnehmen ist, sind die Sträucher und die Holzgewächse, die auch in Strauchform vorkommen können (wie z. B. *Robinia Pseudoacacia*, *Cytisus Laburnum* etc.), im allgemeinen schon im Keimungsstadium heliotropisch empfindlicher als die Bäume. Doch gibt es auch Ausnahmen. So ist *Hibiscus Syriacus* (Zierstrauch), ein sehr lichtbedürftiges Holzgewächs (typische Sonnenpflanze), bei weitem heliotropisch nicht so empfindlich wie z. B. *Aesculus Hippocastanum* oder *Acer Pseudoplatanus*, die als Laubhölzer von geringem Lichtbedürfnis,[1] einen bedeutend höheren Grad von heliotropischer Empfindlichkeit aufweisen.

Wiesner[2] hat für eine Anzahl von Pflanzen in den verschiedensten Gegenden ihres Verbreitungsgebietes die Größe

---

[1] Siehe unten p. 1320 und Hempel und Wilhelm, Die Sträucher und Bäume des Waldes (1889), Bd. III, p. 36 und 39.

[2] Wiesner, Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Diese Sitzungsberichte, Bd. 104 (1895), p. 656 f. (im folgenden kurz »Lichtgenuß« zitiert).

der Lichtintensität festgestellt, bei der sie gedeihen. Von größter Wichtigkeit aber ist die Kenntnis des jeweiligen Minimums des diffusen, innerhalb der Baumkrone herrschenden Lichtes L (min.). Denn gerade dieses Lichtintensitätsverhältnis ist für das betreffende Holzgewächs charakteristisch. Denn jedes auf geringe Lichtstärke gestimmte Holzgewächs kann im Schatten, also auch im Waldesschatten fortkommen, wenn sein eigenes Lichtminimum kleiner ist als die Intensität des Tagesschattens, in welchem das betreffende Gewächs zu leben genötigt ist. Ich führe nun zunächst eine Zusammenstellung der geringsten mittags (Wien, Mitte Mai bis Mitte Juli) sich einstellenden inneren Lichtintensität einiger Holzgewächse nach Wiesner[1] an, ausgedrückt durch das Verhältnis zur Intensität des gesamten Tageslichtes.

Fagus silvatica (freistehender Baum, Gartenform) .... $^1/_{85}$
» » (geschlossener Bestand) .... $^1/_{60}$
Aesculus Hippocastanum (freistehender Baum, Gartenform) $^1/_{83}$
» » (geschlossener Bestand)........ $^1/_{57}$
Acer platanoides (geschlossener Bestand) .... $^1/_{55}$
Eiche (geschlossener Bestand) .... $^1/_{26}$
Föhre (freistehender Baum)............................ $^1/_{11}$
Fraxinus excelsior (freistehender Baum) .... $^1/_{5 \cdot 8}$
Larix decidua (freistehender Gartenbaum)............... $^1/_5$
Corylus Avellana (Strauch zur Blütezeit) .... $^1/_3$

Vergleicht man nun diese Minima mit meinen Resultaten über die heliotropische Empfindlichkeit, so ist eine gewisse Beziehung zwischen beiden nicht zu verkennen. Die Buche L (min.) $= {}^1/_{60}$, die unter allen heimischen Hölzern das größte Vermögen, Schatten zu ertragen, besitzt[2] und Ahorn L (min.) $= {}^1/_{55}$ sind bedeutend heliotropisch empfindlicher als z. B. die Eiche L (min.) $= {}^1/_{26}$ (eine echte Lichtholzart) oder *Fraxinus excelsior* L (min.) $= {}^1/_{5 \cdot 8}$ (einer der lichtbedürftigsten Waldbäume). Wenngleich zwar eine konstante Beziehung nicht immer vorhanden ist (vgl. z. B. *Larix*), was auch von vornherein nicht zu er-

[1] Diese Sitzungsberichte, Bd. 104 (1895), p. 615.

[2] Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes. Wien, 1899, Bd. I, p. 45.

warten war, so erscheint doch im allgemeinen eine Pflanze heliotropisch umso empfindlicher, je kleiner ihr Lichtgenuß-minimum ist.

III. Kapitel.

Vergleichende Versuche über den Grad des Heliotropismus bei etiolierten und im Lichte erzogenen Keimstengeln.

Durch Etiolement und Heliotropismus gelangt die Pflanze im allgemeinen in die für sie günstige Lichtintensität. In der Regel nimmt man an, daß jedes wachsende Organ im etiolierten Zustand die größte heliotropische Empfindlichkeit zeigt. Diese Anschauung fußt auf Beobachtungen von De Candolle[1] und H. v. Mohl.[2] Beide Forscher wie auch spätere berufen sich hierbei auf den Vergleich völlig etiolierter und völlig normal entwickelter, wachstumsfähiger Stengel.

Wiesner vertritt in seinen heliotropischen Erscheinungen[3] gleichfalls die Ansicht, daß Keimlinge, bei welchen die Stelle der heliotropischen Beugung mit der Zone des stärksten Wachstums zusammenfällt, im etiolierten Zustand heliotropisch empfindlicher sind als Keimlinge, die völlig normal zur Entwicklung kamen. Allein, wie auch aus den Untersuchungen desselben Forschers,[4] denen zufolge die Stelle der heliotropischen Beugung nicht notwendig mit der Zone des stärksten Wachstums desselben Organs zusammenfallen muß, hervorgeht, lassen dieselben der Annahme Raum, »daß ein wachsender Stengel nicht gerade im Zustand völligen Etiolements die größte heliotropische Empfindlichkeit darbieten müsse, und es ist eine Steigerung der letzteren durch ein bestimmtes Maß allseitiger Beleuchtung, wenigstens für solche Stengel und wohl überhaupt für heliotropisch sehr empfindliche Organe zu erwarten, bei denen die Zone der heliotropischen Krümmung mit der des stärksten Wachstums nicht zusammenfällt«.[5] Wurden nämlich wachstumsfähige, völlig etiolierte

[1] De Candolle, Mém. de la soc. d'Arcueil, 1809, II, p. 104.

[2] H. v. Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

[3] II. Teil (1880), p. 7 ff.

[4] Ebendaselbst, p. 6 f.

[5] Ebendaselbst, p. 8.

Organe von großer und mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit (Keimlinge von Rettich, Kresse, Saatwicke, Saubohne und Sonnenblume, ferner von *Soja hispida* und *Cheiranthus Cheiri*) in schwachem, allseitig gleichem Lichte einer Vorbeleuchtung unterworfen, so erwies sich die »Empfindlichkeit« erhöht, insofern die Reaktionszeit abgekürzt wurde.[1]

Nach Oltmanns[2] wird »durch dauernden Aufenthalt im Finstern die Lichtstimmung herabgedrückt; und dieser niedrigen Stimmung entspricht die anfänglich bemerkbare Reaktion.« Durch die Belichtung werde jedoch die Lichtstimmung gesteigert; bei längerer Dauer der Beleuchtung müsse daher die Steigerung der Lichtstimmung eine veränderte Reaktion der Pflanzen gegen die einseitig wirkende Lichtquelle bedingen.

1. Vergleichende Versuche mit vollkommen etiolierten und völlig normal entwickelten Keimlingen in diffusem Lichte.

Die Höhe der etiolierten und im Lichte gezogenen Keimlinge war stets annähernd dieselbe. Auch die Versuche mit den etiolierten und den normalen Keimlingen wurden immer unter völlig gleichen Bedingungen des Heliotropismus vorgenommen.

---

[1] Diese Beobachtung Wiesner's scheint Pringsheim in seiner Untersuchung über »Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung« (in Cohn's »Beiträge zur Biologie der Pflanzen«. Bd. 9, p. 264 ff.) ganz entgangen zu sein. Wenn der Verfasser bemerkt, daß Wiesner »seine Pflanzen und sogar Weidenzweige etioliert benutzt«, ohne den Grund anzugeben, so liegt diesbezüglich ein Mißverständnis vor. Wiesner, der in seinen »Heliotropischen Erscheinungen«, die vor nahezu 30 Jahren erschienen, den Standpunkt vertrat, daß der Heliotropismus seinem Wesen nach in einer Beeinflussung des Wachstums durch das Licht besteht, mußte von vornherein annehmen, daß die heliotropische Krümmung sich an etiolierten und daher stärker wachsenden Stammorganen früher dokumentieren müsse, daß diese also heliotropisch »empfindlicher« seien, eine Annahme, die in zahlreichen Versuchen ihre Stütze fand. Da Pringsheim's Abhandlung erst lange nach Abschluß meiner Versuche erschien, konnte ich sie leider für meine Versuche nicht mehr verwerten.

[2] Oltmanns F., Über positiven und negativen Heliotropismus, Flora (1897), p. 12.

Tabelle III.

	Eintritt des ersten heliotropischen Effektes nach Stunden		Verspätung im Eintreten des ersten heliotropischen Effektes an den normalen Keimlingen von
	an etiolierten Keimlingen	an normalen Keimlingen	
Juglans nigra [1]	3	24—48 [2]	1—2 Tagen
Hibiscus Syriacus [3]	2—3	7— 8	4—6 Stunden
Indigofera tinctoria	2—3	7— 8	4—6 »
Pinus densiflora	1—2	4— 5	2—4 »
Picea excelsa [4]	2—3	4— 5	1—3 »
Acer Pseudoplatanus [5]	1—1 1/2	2 1/2— 3	1—2 »
Ligustrum vulgare [6]	1 1/2—2	2— 2 1/2	0—1 Stunde
Robinia Pseudoacacia [7]	1/2	3/4— 1	1/4—1/2 »

Bemerkungen:

1 Höhe der Keimlinge 8—10 *cm*. An den etiolierten Keimlingen betrug der Zuwachs nach 10 Tagen zirka 5 *cm*, an den normalen zirka 2·5 *cm*. Die Endstellung wurde in beiden Fällen fast zur gleichen Zeit (10 Tage nach der Exposition) und fast mit demselben heliotropischen Effekt erreicht. Der Winkel, den die Sekante des Krümmungsbogens mit der Vertikalen einschloß, betrug 30 bis 35°.

2 In diesem Falle sind auch die Nachtstunden eingerechnet.

3 Keimlinge, die durch zwei Monate völlig gleichmäßiger Beleuchtung auf dem Rotationsapparate ausgesetzt waren, zeigten nach 10 Stunden, einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, noch keine Spur einer heliotropischen Krümmung. Der heliotropische Effekt trat erst als Nachwirkung im Dunkeln ein.

4 Auch beim weiteren Verlauf der heliotropischen Krümmungen war stets eine bedeutende Verzögerung an den normalen Keimlingen zu konstatieren. Bei der schließlichen Endstellung war in den meisten Fällen der Krümmungsbogen an den normalen Keimlingen um 5 bis 10° kleiner als an den etiolierten. Fast dasselbe Verhalten zeigten auch die Versuche mit *Hibiscus Syriacus*.

5 Keimlinge, die durch zwei Monate vollkommen gleichmäßiger Beleuchtung auf dem Rotationsapparat ausgesetzt waren, zeigten erst 24 Stunden nach der Exposition sehr schwachen Heliotropismus (vgl. Bemerkung [3]).

6 Hier wurde in einigen Fällen gleichzeitiges Eintreten des ersten heliotropischen Effektes an etiolierten und normalen Keimlingen beobachtet. Dies jedoch nur selten. In den meisten Fällen krümmten sich die etiolierten Keimpflänzchen früher als die normalen. Der weitere Verlauf der heliotropischen Krümmungen und die schließliche Endstellung sind bei etiolierten und normalen Keimlingen gleich. Nur selten weisen die etiolierten Keimlinge eine um 10 bis 15° stärkere Neigung zum Lichte auf als die normalen.

[7] Drei Stunden nach der Exposition standen fast an allen im Lichte gezogenen Keimlingen die Oberteile des Hypokotyls vollkommen horizontal, also direkt in der Richtung des einfallenden Lichtes, während an den etiolierten Keimlingen die Hypokotyle mit der Vertikalen zu derselben Zeit erst einen Winkel von 15 bis 20° einschlossen und ihre Endstellung erst, wie auch aus Tabelle I zu ersehen ist, nach 2 bis 3 Tagen erreichten.

Resultat: Wie aus den eben angeführten Versuchen zu ersehen ist, sind auch die jungen Keimpflanzen der Holzgewächse im etiolierten Zustand heliotropisch empfindlicher als die im Lichte gezogenen, grünen Keimlinge. Bei den Keimlingen von mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit ist die Differenz im Eintreten der ersten heliotropischen Effekte in diffusem Lichte nicht so bedeutend wie bei den heliotropisch weniger empfindlichen Keimstengeln. Auch der weitere Verlauf der heliotropischen Krümmung ist bedeutend langsamer als an den etiolierten. Anders jedoch verhält es sich mit den Keimlingen von großer heliotropischer Empfindlichkeit. Während nämlich an den etiolierten Keimlingen der erste heliotropische Effekt zwar etwas früher als an den normalen eintritt, ist der weitere Verlauf der heliotropischen Krümmung an den etiolierten Keimlingen ein verzögerter. Die normalen Keimlinge erreichen bedeutend früher ihre Endstellung als die etiolierten, wie ich mich auf Grund meiner zahlreichen Untersuchungen mit *Robinia* überzeugte. *Ligustrum* und *Juglans niger* halten im weiteren Verlauf der heliotropischen Krümmung die Mitte zwischen den heliotropisch sehr empfindlichen und den heliotropisch weniger empfindlichen Keimstengeln.

Ferner beweisen meine mit älteren Keimstengeln von *Acer* und *Hibiscus* (vgl. Bemerkung 3 und 5) angestellten Versuche, daß mit dem Alter die heliotropische Empfindlichkeit der im Lichte gezogenen Keimstengel bedeutend abnimmt.

2. Versuche über die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit im Lichte gezogener Keimlinge.

Diese Versuche wurden in derselben Weise und unter gleichen Bedingungen wie meine derartigen Versuche mit etio-

lierten Keimlingen in der Dunkelkammer durchgeführt. Auch in diesem Falle will ich die verschiedenen Versuchsanstellungen in Form einer Tabelle wiedergeben und führe bei den Resultaten zum Vergleich die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit von den entsprechenden etiolierten Keimlingen in Klammer an.

Tabelle IV.

Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit wurde erreicht bei	Höhe der Keimstengel	Temperatur in Grad Celsius	Relative Feuchtigkeit	Noch »schwache« heliotropische Krümmung		»Keine« heliotr. Krümmung bei einer Entfernung von	Resultate: Die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit liegt zwischen den Intensitäten (Normalkerzen)
		während des Versuches		bei einer Entfernung von der Lichtquelle von	nach		
Picea excelsa [1]	1·5—2 *cm*	13 —18·8	80—90	2 *m*	2—3 Tagen	2·5 *m*	0·0064 und 0·0041 (0·0016 » 0·0013)
Pinus silvestris	2—2·5	13 —18·8	80—90	4	1—2 »	4·5	0·0016 » 0·0013 (0·0007 » 0·0005)
Juglans nigra [2]	5—7	13 —19	68—90	2	4—5 »	3	0·0064 » 0·0028 (0·0010 » 0·0007)
Hibiscus Syriacus ...	1·5—2	15·5—22	63—88	1 [3]	2	—	bei einer Intensität = 0·0255 (0·0041 und 0·0028)
Indigofera tinctoria .	1·5—2	14·5—19	63—88	1·5	7—24 Stunden	2	0·0113 » 0·0064 (0·0008 » 0·0007)
Ligustrum vulgare ..	2	14·5—19	63—88	4	1—2 Tagen	4·5	0·0016 » 0·0013 (0·0007 » 0·0005)

Bemerkungen:

[1] Vgl. oben p. 1313.

[2] *Juglans regia* wies bei einer Entfernung von 2 *m* nach viertägiger Exposition nur mehr sehr schwachen Heliotropismus auf. Die untere Grenze liegt sonach bei einer Intensität = 0·0064 Normalkerzen (die untere Grenze für etiolierte Keimlinge zwischen 0·0010 und 0·0007 Normalkerzen).

[3] Auch bei Entfernungen von 2 bis 3 *m* war hie und da noch nach 3 bis 4 Tagen sehr schwacher Heliotropismus zu erkennen. Doch blieb dieser erste heliotropische Effekt bei den Entfernungen von 2 bis 3 *m* nicht erhalten, sondern die Keimlinge hatten sich bereits am darauffolgenden Tage wieder geotropisch aufgerichtet und wuchsen in dieser Richtung weiter, ohne später auch nur eine Spur von Heliotropismus merken zu lassen. Diese Erscheinung wurde auch an vollkommen etiolierten Keimlingen (z. B. an *Cytisus biflorus*, *Ligustrum vulgare* u. a.) an der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit beobachtet. Vgl. *Pinus densiflora* p. 1314 f.

Resultat: Aus den eben angeführten Versuchen, in denen auch die untere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit für normal gezogene, grüne Keimlinge erreicht wurde, ist zu ersehen, daß auch für im Lichte gezogene Keimlinge die heliotropische Empfindlichkeit noch eine sehr bedeutende ist. Ein Vergleich zwischen der heliotropischen Empfindlichkeit etiolierter und vollkommen normal gezogener Keimstengel lehrt, daß die etiolierten Keimlinge einen bedeutend höheren Grad von heliotropischer Empfindlichkeit aufweisen als die grünen.

3. Vergleichende Versuche mit etiolierten und im Lichte gezogenen Keimlingen unter Ausschluß des Geotropismus.

Auch die Versuche dieses Abschnittes wurden mit Benützung meiner Normalflamme von der bekannten Intensität in der bisher in Verwendung genommenen Dunkelkammer ausgeführt. Der Klinostat wurde 1 *m* von der Lichtquelle entfernt aufgestellt, so daß gleichzeitig mit einem Versuchsmaterial auch von verschieden heliotropischer Empfindlichkeit experimentiert werden konnte. Meine Lichtquelle lag mit den horizontalen Achsen der vertikal rotierenden Scheiben in einer Ebene. An einer der vertikalen Scheiben rotierten die etiolierten, an der anderen die normalen Keimlinge. Die sonstigen Bedingungen für den Heliotropismus waren auch hier wieder dieselben. Die Kontrolle erfolgte von 15 zu 15 Minuten.

Tabelle V.

	Eintritt des ersten heliotropischen Effektes		Verspätung im Eintreten des ersten heliotropischen Effektes an den normalen Keimlingen von
	an etiolierten Keimlingen nach Stunden	an im Lichte gezogenen Keimlingen nach Stunden	
Picea excelsa	1—2	24 [1]	fast 1 Tag
Pinus silvestris	$^3/_4$—$1^1/_2$	24	» 1 »
Pinus densiflora	$1^1/_2$—3	$5^1/_2$—8	$2^1/_2$—$6^1/_2$ Stunden
Larix europaea	$1^1/_2$—3	24—48	fast 1—2 Tagen
Robinia Pseudoacacia	$^3/_4$—1	$1^1/_2$—2	$^1/_2$—$1^1/_4$ Stunden
Ligustrum vulgare	$^1/_2$—$1^1/_2$	3—4	$1^1/_2$—$3^1/_2$ »

Resultat: Auch bei Anwendung von Gaslicht und bei Ausschluß von Geotropismus zeigen die im Lichte gezogenen normalen Keimlinge eine Verspätung im Eintreten des ersten heliotropischen Effektes im Vergleich zu den etiolierten Keimlingen. Diese Zeitdifferenz ist aber für heliotropisch empfindlichere Pflanzen *(Robinia, Ligustrum)* geringer als bei weniger empfindlichen.

IV. Kapitel.

Heliotropismus an abgeschnittenen Zweigen und zwei- bis mehrjährigen Bäumchen.

Die wichtigsten Beobachtungen über den Heliotropismus an Zweigen und Bäumen wurden von mir bereits in der Einleitung hervorgehoben. Wie schon betont, sind es vor allem die Versuche mit Trieben von *Salix alba*. In dem zweiten Teile der physiologischen Monographie betont Wiesner,[2] daß die Laubsprosse der Holzgewächse in der Regel negativ geotropisch und gleichzeitig positiv heliotropisch sind und auf das Verhältnis zwischen positivem Heliotropismus und negativem

[1] Nur in einigen Ausnahmsfällen konnte an normal gezogenen Keimlingen 6 bis 8 Stunden nach Beginn des Versuches Heliotropismus nachgewiesen werden. Da der Versuch zumeist längere Zeit in Anspruch nahm, so sind auch hier bei der Angabe einer größeren Stundenzahl die Nachtstunden eingerechnet.

[2] Die heliotropischen Erscheinungen, II. Teil, p. 30.

Geotropismus bezugnehmend, hebt genannter Forscher hervor, daß sich im allgemeinen sagen läßt, daß die Laubsprosse und die blütentragenden Achsen viel stärker geotropisch als heliotropisch sind und verweist auf seine Untersuchungen mit Trieben von *Salix alba*, die im normalen Zustand fast gar nicht, im etiolierten nur schwach heliotropisch sind.

Meine in diesem Kapitel zu beschreibenden Versuche wurden mit Terminaltrieben an Sprossen von verschiedenen Holzgewächsen angestellt. Stärkere Sprosse mit größeren Terminalknospen wurden für diesen Zweck im Freien gesammelt und mit den unteren Enden in mit Wasser gefüllten Gläsern im Warmhaus des Institutes aufgestellt und bei schwachem diffusen Tageslicht zur Entwicklung gebracht. Andere Sprosse wieder wurden durch undurchsichtige Rezipienten verdunkelt und so zur Entwicklung gebracht, um für meine Zwecke auch vollkommen etiolierte Triebe zur Verfügung zu haben. Hatten nun die auf diese Art zur Entwicklung gebrachten Triebe die für die Versuche geeignete Länge erreicht, wurden sie im Warmhaus in die oben beschriebenen Dunkelkasten eingeführt und so vollkommen einseitiger Beleuchtung in schwachem diffusen Tageslichte, wie es oben [1] beschrieben wurde, ausgesetzt. Wie aber aus den von Wiesner[2] mit Ahorn *(Acer platanoides)* angestellten Versuchen zu ersehen ist, geht der normale Habitus dieses Holzgewächses nicht erst im Finstern, sondern schon beim Unterschreiten des Minimums des Lichtgenusses verloren und »die Pflanze beginnt bereits beim Unterschreiten des Minimums des Lichtgenusses den etiolierten Charakter zu zeigen«. Da nun aber meine Zweige in den Wintermonaten Jänner und Februar gesammelt und im Warmhaus zur Entwicklung gebracht wurden, die Lichtintensität an der Stelle des Warmhauses, wo die frischen Triebe für den Versuch zur Entwicklung gebracht wurden, ungefähr $^1/_{90}$ des gesamten Tageslichtes ausmachte,[3] so habe ich alle meine im Warmhaus zur Entwicklung gebrachten

[1] Siehe oben p. 1300.

[2] Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig (1907), p. 257 ff.

[3] Vgl. oben p. 1300 (Anmerkung 2) und p. 1320 (Anmerkung 1).

Triebe als halbetioliert zu betrachten. Meine Versuche mit im Freien, an vorjährigen Trieben im Frühjahre zur Entwicklung gebrachten Sprossen, werden im folgenden besonders hervorgehoben.

Im Experiment ist es oft möglich, Pflanzen bei einer viel geringeren Lichtintensität als dem Minimum des Lichtgenusses entspricht, zu ziehen, ja, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, sie sogar noch bei völligem Ausschluß des Lichtes bis zu einem bestimmten Grade zur Entwicklung zu bringen.[1] Nach einiger Zeit aber stellen die auf diese Weise zur Entwicklung gekommenen Triebe ihr Wachstum ein und sterben rasch ab. Letzteres war auch der Grund, warum ich meine Untersuchungen mit abgeschnittenen Zweigen oft frühzeitig unterbrechen mußte.

Die Frontseite der für den Versuch verwendeten Triebe, die in Gläsern mittels durchlöcherter Korkstöpsel befestigt waren, war stets markiert.

Temperatur im Warmhaus während der Untersuchungen 16 bis 22° C. Relative Feuchtigkeit 80 bis 90.

Bemerkungen zu Tabelle VI:

[1] Winkel, den der heliotropisch vorgeneigte Oberteil mit der Vertikalen bildet.

[2] 2 bis 3 Tage nach der Exposition wiesen auch die Seitentriebe, die sich mit den Terminaltrieben entwickelten und im Dunkeln nahezu vertikal aufwärts wuchsen, schwachen Heliotropismus auf.

[3] In diesem Falle wurden die Sprosse noch im Knospenstadium aufgestellt. Sie standen vollkommen aufrecht. Gleichzeitig mit der Entwicklung des jungen Triebes aus der Knospe zeigte sich auch Heliotropismus. Bei einer Länge der jungen Triebe von 6 *cm* bildete der vollkommen gerade gestreckte Oberteil des Triebes mit der Vertikalen einen Winkel von 30 bis 40°.

[4] Auch hier war an den Seitentrieben, die sich mit den Terminaltrieben entwickelten, schwacher Heliotropismus zu bemerken.

[5] Die jungen Triebe im halbetiolierten und vollkommen etiolierten Zustand waren mit dichtem Filz überzogen. Die letzteren welkten alle noch vor Eintritt des heliotropischen Effektes. Wurden die Sprosse noch im Knospenzustand nur kurze Zeit verdunkelt, so wurde dadurch das Wachstum des jungen Triebes befördert und die Triebe krümmten sich etwas früher und deutlicher in die Richtung des einfallenden Lichtes hin.

---

[1] Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig (1907), p. 252.

Tabelle VI.

1. Versuche mit abgeschnittenen Zweigen von Bäumen und Sträuchern.

Terminaltriebe von	Länge der Triebe in Zentimetern			Eintritt des ersten heliotropischen Effektes nach Tagen	Heliotropischer Krümmungseffekt		Anmerkung
	etioliert	halb-etioliert	normal		nach Tagen	in Winkelgraden[1]	
Ligustrum vulgare[2] . . .	3—4	3—4		½—1	14	25—30	Zuwachs nach 14 Tagen 5 bis 6 *cm*;
» » . . .			1·5—4	2—3	14	10—15	schwacher Heliotr. auch an Seitentrieben
Prunus Padus[3] (Strauchform) . .	—	—	—	—	—	30—40	Deutlicher Heliotr. auch an Seitentrieben
Sambucus nigra	4—6			2—3			
Viburnum Lantana . . .	—	2—3		2—3	4—5	deutliche Krümmung	
Syringa vulgaris[4]		2—3		2—3	14	35—40	Schwacher Heliotr. auch an Seitentrieben
Ribes Grossularia		0·7—1		1—2	6	80—90	Zuwachs nach 6 Tagen 4 bis 5 *cm*
Fraxinus excelsior		2		3			
Populus nigra	2—3			1—2	10	15—20	
» »	—	1—2		1—2			
Aesculus Hippocastanum[5] . .		2—3		1—2			Deutlicher Heliotr. auch an Seitentrieben
			2—3	2—3			
Salix alba	3—4	2—4			mehreren Tagen	schwache Krümmung	
» »			2—3		» »	sehr schwache Krüm.	
Salix Caprea (Strauchform) . .	2·5—3				4—5	60—80	

Resultat: Wie aus den angeführten Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen von Bäumen und Sträuchern zu ersehen ist, sind die Laubsprosse, solange sie noch wachstumsfähig sind, auch heliotropisch. Im etiolierten oder halbetiolierten Zustande reagieren die noch wachstumsfähigen Laubsprosse bei einseitiger Beleuchtung schwach, nur ausnahmsweise deutlich heliotropisch (z. B. *Ribes*, *Salix Caprea*, Strauchform). Im normalen Zustande sind die Laubsprosse nur mehr sehr schwach, aber doch noch merklich heliotropisch (z. B. *Ligustrum vulgare*, *Aesculus Hippocastanum* und *Salix alba*).

2. Versuche mit zwei- bis mehrjährigen Bäumchen.

Das Material für diese Versuche bezog ich durch die Güte des Herrn Dr. Zederbauer aus der forstlichen Versuchsanstalt in Maria Brunn bei Wien. 2 bis 4 junge Bäumchen, die in besonderer Weise für meine Versuche geeignet erschienen, wurden immer in je einen kleineren Gartentopf verpflanzt und für den Versuch verwendet. Ausgegraben wurden die jungen Bäumchen, als ihre jungen diesjährigen Triebe bereits eine Länge von $^1/_2$ bis 1 *cm* hatten.

Auch diese Versuche wurden wie die mit den Keimlingen in diffusem Lichte im Experimentierraum ausgeführt. Auch hier werden immer die äußeren Grenzwerte aus den Ergebnissen mehrerer Versuchsreihen angegeben.

Temperatur während der Versuche 13·8 bis 24° C.

Relative Feuchtigkeit 40 bis 65.

Bemerkungen zu Tabelle VII:

[1] Unter halbetioliert* sollen hier jene Triebe aufgefaßt werden, die vor der Versuchsanstellung durch 3 bis 4 Tage vollkommen dunkel gestellt wurden.

[2] Auch hier immer die Nachtstunden miteingerechnet.

[3] Nur in einigen Ausnahmsfällen zeigten die halbetiolierten Triebe schon nach 3 bis 5 Stunden schwachen Heliotropismus.

[4] Die zarten Pflänzchen litten infolge des Transportes sehr. Die meisten Pflänzchen welkten noch vor Eintritt des heliotropischen Effektes. Diesem Umstand ist es wahrscheinlich auch zuzuschreiben, weshalb die Triebe erst 5 bis 6 Tage nach der Exposition sehr schwachen Heliotropismus erkennen ließen. Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit mit diesem Versuchsmaterial konnten wegen Unzulänglichkeit desselben nicht unternommen werden.

Tabelle VII.

	Vegetationsjahr	Länge der diesjährigen Triebe in Zentimetern		Eintritt des ersten heliotropischen Effektes nach	Nach	Heliotropischer Effekt	Anmerkung
		normal	etioliert [1] (halbetioliert) *				
Picea excelsa	2.	1·5—2		24 Stunden [2]	mehreren Tagen	5—15°	
» »	2.		2—3 *	3—4 »			
» »	3.	2—3		1—2 Tagen			Schwacher Heliotropismus auch an Seitentrieben
» »	3.		2—3 *	24 Stunden [3]			
Pinus Laricio	3.	3—5		1—2 Tagen	3—4 »	schwacher H.	
Acer platanoides [4] ..	2.	2—3		5—6 »			
Quercus robur	4.	3—4		2—3 »	mehreren »	schwacher H.	Kaum merklicher Heliotropismus an normalen Seitensprossen
» »	4.		2—3	4—5 Stunden	» »	deutlicher H.	Schwacher Heliotropismus an etiolierten Seitensprossen
Populus pyramidalis	3.	2—3		$1^1/_2$—2 Tagen	14 »	15—20°	Schwacher Heliotropismus auch an normalen Seitensprossen
» »	3.		3—4	1—2 Stunden			Deutlicher Heliotropismus auch an etiolierten Seitensprossen

Resultat: Wie aus meinen eben angeführten Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen und jungen Bäumchen zu ersehen ist, sind die Holzgewächse nicht nur im Keimungsstadium sondern auch in späteren Entwicklungsstadien heliotropisch empfindlich, solange sie noch Längenwachstum aufweisen. Aber nicht bloß die wachstumsfähigen Hauptsprosse der Holzgewächse lassen bei einseitiger Beleuchtung Heliotropismus erkennen, sondern auch die Seitensprosse, wenn auch oft nur in sehr geringem Maße, was nach Wiesner[1] in den meisten Fällen auf geringere Wachstumsfähigkeit der Seitensprosse im Vergleich zu der der Hauptsprosse zurückzuführen ist.

Es scheint sonach, wie Wiesner[2] betont, keine Laub- und keine Nadelbaumart zu existieren, deren noch in die Länge wachsender Stengel frei von Heliotropismus wäre. Ein Vergleich der Tabellen I, III, VI und VII und die Versuche mit den etwas älteren, im Licht gezogenen Keimlingen von *Acer Pseudoplatanus*[3] und *Hibiscus Syriacus*[3] lehren, »daß mit dem Alter auch die heliotropische Empfindlichkeit bedeutend abnimmt«. Wir finden zwar die jungen noch im Längenwachstum begriffenen Sprosse an vorjährigen Zweigen heliotropisch empfindlich, doch bei weitem nicht mehr in dem Grade, wie es Keimstengel sind.

Bedeutend heliotropisch empfindlicher jedoch als die normalen, wachstumsfähigen Sprosse sind die Sprosse im etiolierten oder halbetiolierten Zustand.

Bei Erwägung aller bisher gefundenen Resultate ist es daher nicht ausgeschlossen, bei aufmerksamer Beobachtung Heliotropismus an Holzgewächsen auch in der Natur, die entsprechend für Heliotropismus günstigen Lichtverhältnisse vorausgesetzt, anzutreffen. Ich konnte in dieser Beziehung nur Wiesner's Beobachtungen[4] bestätigen, denen zufolge »im großen ganzen der Heliotropismus bei Sträuchern zu relativ größerer Geltung kommt als bei den Bäumen, für die Photo-

---

[1] Die heliotropischen Erscheinungen, II. Teil, p. 31.

[2] Der Lichtwuchs der Holzgewächse (1897), p. 12.

[3] Siehe oben, p. 1323 (Bemerkung 3 und 5).

[4] Lichtwuchs der Holzgewächse, Wien (1897).

trophie zur Erreichung der günstigsten Beleuchtung von größter Wichtigkeit ist. Unter den Holzgewächsen, die sowohl in Strauchform als in Baumform vorkommen, sind in der Regel solche zu finden, welche nur wenig heliotropisch sind. Holzgewächse hingegen, die nur in Strauchform auftreten (z. B. *Lycium*, *Philadelphus*, *Ribes*, *Weigelia* etc.), sind in relativ höherem Grade heliotropisch.«

Von meinen eigenen Beobachtungen will ich nur noch folgendes kurz hervorheben: Ich fand nämlich die Holzgewächse, die nur in Strauchform auftreten und auch die Fähigkeit besitzen, als Unterholz in Wäldern, Auen etc. bedeutenden Schatten zu ertragen (wie z. B. *Rosa canina*, *Viburnum Lantana*, *Symphoricarpus racemosus*, *Evonymus*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Berberis*, *Ribes* etc.),[1] in relativ hohem Grade heliotropisch. Die Holzgewächse, die sowohl in Strauch- als in Baumform vorkommen können (z. B. *Syringa*, *Sambucus*, *Robinia Pseudoacacia*, *Rhus typhina*, *Salix Caprea*, *Ulmus campestris*, *Alnus glutinosa*, *Acer campestre* etc.), zeigen ein intermediäres Verhalten. Die einen, wie z. B. *Sambucus*, *Robinia*, *Salix caprea*, erweisen sich in höherem Grade heliotropisch, andere wieder, wie *Syringa*, *Acer*, *Alnus* sind nur in geringerem Grade heliotropisch empfindlich. Nach der Ansicht Wiesner's[2] »ist gerade die geringe Eignung zu heliotropischen Krümmungen eines der Hauptmomente, welches bedingt, daß ein Holzgewächs den Baumtypus anzunehmen befähigt ist.«

Und tatsächlich ist Heliotropismus an Bäumen nur unter für Heliotropismus besonders günstigen Beleuchtungsverhältnissen und auch dann häufig nur in schwachem Grade anzutreffen. Relativ häufig fand ich noch Heliotropismus an Bäumen von bedeutendem Minimum des Lichtgenusses,[3] oder mit anderen Worten an Bäumen, die auch

---

[1] Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes (1889), III. Bd.

[2] Lichtwuchs der Holzgewächse, Wien (1897), p. 7.

[3] Vgl. Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig (1907), p. 153 und Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes (1889), II. Bd.

Schatten zu ertragen befähigt sind,[1] wie z. B. an *Aesculus*, *Fagus silvatica*, *Carpinus Betulus*, *Acer campestre*, *Juglans regia* etc., während ich an Bäumen von geringem Lichtminimum, also an verschiedenen Lichtholzarten wie z. B. *Quercus*, *Populus nigra*, *Salix*, *Alnus* etc. nur äußerst selten und auch dann nur sehr schwachen Heliotropismus antraf.

Auch an *Pinus silvestris* und *P. Laricio* konnte ich an Haupt- und Seitensprossen Heliotropismus beobachten. Die 10- bis 15jährigen Bäumchen standen am Waldesrand und das Verhältnis des Vorderlichtes zum Hinterlicht an dieser Stelle war 8 : 1, wie aus meinen zahlreichen, an dieser Stelle vorgenommenen Lichtmessungen hervorging, ein Beleuchtungsverhältnis, welches nach Wiesner[2] dem Zustandekommen des Heliotropismus bei der Föhre günstig ist.

Zusammenfassung.

1. Sämtliche untersuchten Holzgewächse sind wenigstens im Keimlingsstadium sehr deutlich heliotropisch. In diesem Stadium konnte diesbezüglich kein Unterschied gegenüber krautigen Pflanzen nachgewiesen werden, doch sind jene vielfach durch eine relativ lange Reaktionszeit ausgezeichnet.

2. Die Keimpflanzen der Holzgewächse sind im etiolierten Zustande heliotropisch empfindlicher (d. h. sie reagieren bereits auf geringere Lichtintensitäten und relativ schneller) als im Lichte gezogene Keimlinge.

3. Die Laubsprosse der Holzgewächse sind gleichfalls, solange sie wachsen, heliotropisch; doch ist auch bei etiolierten Sprossen die heliotropische Krümmung selten eine deutliche (*Ribes*, *Salix caprea* [Strauchform]). Im Lichte gezogene Sprosse reagieren nur sehr schwach, aber immerhin merklich heliotropisch (*Ligustrum vulgare*, *Aesculus Hippocastanum*, *Salix alba*).

---

[1] Vgl. Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig (1907), p. 153 und Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes (1889), II. Bd.

[2] Lichtgenuß. (Siehe oben p. 1319, Anmerkung 2.)

4. Nach Beobachtungen im Freien sind in Übereinstimmung mit Wiesner die Holzgewächse, welche in Strauchform auftreten und auch die Fähigkeit besitzen, als Unterholz bedeutenden Schatten zu ertragen, in relativ hohem Grade heliotropisch. Holzgewächse, welche in Strauch- oder Baumform auftreten können, zeigen ein intermediäres Verhalten. Heliotropismus solcher Holzgewächse, welche vorwiegend oder ausschließlich Baumform besitzen, ist nur unter ganz besonders günstigen Beleuchtungsverhältnissen und auch dann zumeist nur in schwachem Grad anzutreffen.

5. Im allgemeinen entspricht einem geringeren Lichtgenußminimum ein höherer Grad heliotropischer Empfindlichkeit.